DOI:10.11931/guihaia.gxzw201801025

桂林岩溶石山檵木群落不同恢复阶段凋落物层酶对凋落物分解的影响

苏静[1]，马姜明[1,2,3*]，覃扬浍[1]，张雅君[1]，莫燕华[1]，秦佳双[1]，杨栋林[1]

（1. 广西师范大学 生命科学学院, 广西 桂林 541006；2. 珍稀濒危动植物生态与环境保护教育部重点实验室, 广西 桂林 541006；3. 岩溶生态与环境变化研究广西高校重点实验室, 广西 桂林 541004）

摘要：选取桂林岩溶石山檵木群落不同恢复阶段（灌木阶段、乔灌阶段和小乔林阶段）为研究对象，探究檵木群落不同恢复阶段凋落物层酶对凋落物分解速率的影响。结果表明：檵木群落不同恢复阶段凋落物经过 1 年分解后，3 个阶段凋落物剩余率分别为灌木阶段 (59.58%)、乔灌阶段 (61.79%) 和小乔林阶段 (62.02%)。檵木群落不同恢复阶段凋落物分解速率随演替的进行而减小。3 个不同恢复阶段凋落物层多酚氧化酶、脲酶、蔗糖酶活性均在 12 月份最低，多酚氧化酶活性均在 3 月份最高，脲酶和蔗糖酶活性均在 6 月份最高。3 个恢复阶段纤维素酶活性变化规律趋势一致，均在 6 月份酶活性最高，灌木阶段纤维素酶活性在 3 月份最低，乔灌阶段和乔林阶段纤维素酶活性均在 9 月份最低。檵木群落 3 个不同恢复阶段的凋落物层酶活性在不同时期均表现为：蔗糖酶>脲酶>纤维素酶>多酚氧化酶。檵木群落不同恢复阶段凋落物层酶活性对凋落物分解速率影响不同。相关性分析表明，檵木群落灌木阶段凋落物层蔗糖酶活性与分解速率呈显著正相关（$P < 0.05$），乔灌阶段脲酶活性与分解速率呈显著正相关（$P < 0.05$），小乔林阶段各酶活性与分解速率相关不显著。通径分析表明，蔗糖酶、脲酶和多酚氧化酶是影响灌木阶段凋落物分解速率的重要因素。脲酶、纤维素酶和多酚氧化酶是影响乔灌和小乔林阶段分解速率的重要因素。

关键词：檵木群落，凋落物分解，凋落物层，酶活性，桂林岩溶石山

中图分类号：Q948.1 **文献标志码：**A

The effect of litter layer enzyme on litter decomposition of *Loropetalum chinense* communities among different recovery stages in karst hills of Guilin

SU Jing[1], MA Jiangming[1, 2, 3*], QIN Yanghui[1], Zhang Yajun[1], MO Yanhua[1], QIN Jiashuang[1], YANG Donglin[1]

(1. *College of Life Sciences*, *Guangxi Normal University*, Guilin 541006, Guangxi ,China; 2. *Key Laboratory of Ecology of Rare and Endangered Species and Environmental Protection*, *Ministry of Education*, Guilin 541006, Guangxi, China; 3. *University Key Laboratory of Karst Ecology and Environmental Change of Guangxi Province (Guangxi Normal University)*, Guilin 541006, Guangxi, China)

Abstract: The decomposition of litter is directly related to the activity of decomposition enzymes in litter. To explore the impact of litter enzyme on litter decomposition rate, the *Loropetalum chinense* (shrub stage, shrub to tree stage and tree stage) communities were selected as the research objects in karst hills of Guilin. The results showed that after one years of decomposition, the dry mass remaining in three different restoration stages of *L. chinense* community from low to high was shrub stage (59.58%) < shrub to tree stage (61.79%) < tree stage (62.02%). The decomposition rate of litter in different restoration stages of *L. chinense* communities decreased with the succession of vegetation restoration. The litter layer enzyme activity of polyphenol oxidase, urease and sucrase in three different restoration stages were the lowest in December and the enzyme activity of polyphenol oxidase was the highest in March. The enzyme activity of urease and sucrase were the highest in June. The change trends of cellulase activities in three different restoration stages were consistent, with the highest enzyme activity in June. The cellulase activity was the lowest during shrub stage in March, and the cellulase activity was the lowest during shrub stage and small tree stage in September. The enzyme activity of litter layer in three different restoration stages of *L. chinense* community in different periods showed as: sucrase > urease > cellulase > polyphenol oxidase. The litter enzyme activities in different restoration stages of *L. chinense* communities played different role on litter decomposition rate. Correlation analysis showed that litter decomposition rate was positively related to the litter layer enzyme activity of sucrase ($P < 0.05$) in shrub stage. There was significant correlation between litter decomposition rate and the litter layer enzyme activity of urease ($P < 0.05$) in shrub-tree stage. There was not significant correlation between the litter decomposition rate and the litter layer enzyme activity during tree stage. Path analyses showed that the sucrase, urease and polyphenol oxidase were important factors affect litter decomposition during shrub stage. Urease, cellulase and polyphenol oxidase are the important factors that affect the rate of decomposition of shrub-tree stage and small tree stage.

Key words: *Loropetalum chinense* communities, litter decomposition, litter layer, enzyme activity, karst hills of Guilin

---

1**基金项目：**国家自然科学基金 (31660197; 31160156); 岩溶生态与环境变化研究广西高校重点实验室开放基金(YRHJ16K001; YRHJ15K003)。[Supported by the Natural Science Foundation of China (31660197; 31160156); University Key Laboratory of Karst Ecology and Environment Change, Guangxi Department of Education Opening Fund (YRHJ16K001; YRHJ15K003)]

作者简介：苏静（1990—），女，安徽蒙城人，硕士研究生，主要从事植物生态学研究，(E-mail)949429004@qq.com

*通讯作者：马姜明，教授，博士，硕士生导师,主要从事植物生态学研究，(E-mail) mjming03@163.com

凋落物是森林生态系统中重要的组成部分（于恩娜等，2009），为地上及地下分解者食物的承担者(郭屹立等，2017），另外，森林凋落物在改良土壤理化性质、减少林地水土流失、提高森林生产力等方面起着重要的作用（肖洋等，2010；杨丽萍和苏海鹏等，2011；金龙等，2015）。森林凋落物分解是其生态系统物质和能量的重要来源（余琴等，2015），也是维持森林生态系统生产力、土壤养分循环及有机质形成的重要生态过程（邓长春等，2015）。凋落物分解是一个相对较长的过程，主要包括物理、化学和微生物 3 种方式。凋落物分解的快慢与凋落物中的酶活性的大小直接相关（Sinsabaugh & Findlay, 1995）。酶活性的大小决定着群落凋落物和土壤有机物质分解的快慢，影响着群落的结构、动态以及森林生态系统的生产力和土壤养分供应能力（杨万勤和王开运，2004），从而影响群落物种的更替和组成及森林植被恢复的进程（张庆费等，1999）。国内外学者对于凋落物分解与酶之间的关系的研究较为成熟，包括凋落物分解过程中影响酶活性的因素（Adamczyk et al, 2009）、酶活性的测定方法（张东来等，2006; Baerlocher, 2010）、酶与凋落物分解的相互关系（Allison & Vittousek, 2004; Kang & Freemanet, 2009）。尽管已经有大量森林凋落物分解与酶相关的研究，但由于影响凋落物分解与酶活性的因素复杂众多，关于各类型森林凋落物的特征及其分解影响的研究仍在持续深入。

岩溶(喀斯特)环境具有最典型的脆弱生态系统, 石漠化是岩溶区土壤荒漠化的表现形式之一（熊康宁等，2012；曹建华等，2004）。近年来，植被恢复和保护成为治理石漠化的重点。影响岩溶石山凋落物的分解的因素众多，其中酶活性的提高有利于有机物质的分解、养分释放，对于提高岩溶区森林土壤肥力, 退化生态系统的恢复有重要意义（张瑞清等，2008）。檵木（*L. chinense*）是桂林岩溶石山分布非常广泛的一种木本植物，通常能形成以檵木为优势树种的植物群落，目前已经形成了檵木群落的不同恢复阶段（马姜明等，2013）。本研究以桂林岩溶石山檵木群落凋落物分解为切入点，探讨檵木群落演替过程中凋落物层酶对凋落物分解的影响，为岩溶石山的凋落物分解机制和植被恢复提供理论支持。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地区位于广西壮族自治区桂林市南郊二塘乡西村 (110°15′ E，25°12′ N)，地处广西壮族自治区东北部，海拔 150~280 m，属于典型的岩溶地貌。该地域属于中亚热带湿润季风气候，夏长冬短，年平均气温 18.9 ℃，全年无霜期 300 d；年平均降雨量 1 949.5 mm；年平均蒸发量 1 490~1 905 mm。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计

本研究以檵木群落为研究对象，样方概况见表 1。

2014 年 4 月初在檵木群落灌木阶段、乔灌阶段和小乔林阶段固定样地分别随机设置 3 个 400 m^2 (20 m×20 m) 的样方，样方随机分别设置 4 个尼龙网分解袋 (50 cm×50 cm)，孔径为 1 mm，距离地面 50 cm。2014 年 6—8 月，在檵木群落 3 个不同恢复阶段中分别收集新近自然凋落、上层未分解的凋落叶、枝、果和皮。同一样方收集的凋落物根据叶、枝、果和皮所占总凋落物比值准确称取凋落物共 20 g，分别装入分解袋中。2014 年 9 月初，将凋落物分解袋分别随机置于檵木群落 3 个不同恢复阶段的原样方内，除去土壤表层的凋落物，放置于林地表层，模拟凋落物自然分解状况。3 个阶段共 108 袋。自放置之日起，每 3 个月按期取回凋落物分解袋，每个阶段随机取回 9 袋，用于测定凋落物层酶活性。取回凋落物分解袋后，去除其表层泥沙和侵入的根系，烘箱内 80 ℃条件下烘干至恒重，称量并计算凋落物干质量剩余率和分解速率。

凋落物层酶活性的测定 纤维素酶的测定：硝基水杨酸比色法；蔗糖酶酶的测定：3,5-二硝基水杨酸比色法；脲酶的测定：苯酚钠-次氯酸钠比色法；多酚氧化酶的测定：邻苯三酚比色法。

1.2.2 数据处理

采用 SPSS 21.0 对数据进行方差分析、相关分析和通径分析；采用 SigmaPlot 14.0 作图。

表 1 檵木群落样方基本情况

Table1 Basic conditions of sampling sites of *L. chinense* communities

恢复阶段 Restoration stages	坡向 Slope aspect	坡度 Slope gradient (°)	海拔 Altitude (m)	岩石裸露率 Rock bare rate (%)	平均地径（胸径） Average diameter (DBH) (cm)	群落高度 Community height (m)	主要优势种 Main dominant species

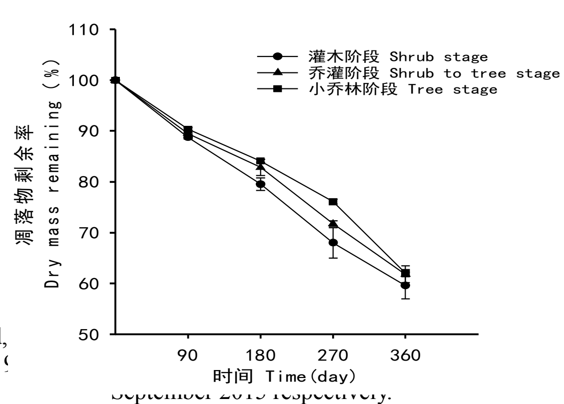
灌木阶段 Shrub stage	E	15~20	150~200	30~40	0.75a	1.16	檵木 *Loropetalum chinense*、龙须藤 *Bauhinia championii*、红背山麻杆 *Alchornea trewioides*、蔓生莠竹 *Microstegium fasciculatum*
乔灌阶段 Shrub to tree stage	E	20~25	200~250	30~35	3.91b	3.88	檵木 *Loropetalum chinense*、小巴豆 *Croton xiaopadon*、紫凌木 *Decaspermum esquirolii*、狭穗薹草 *Carex ischnostachya*、庐山香科科 *Teucrium pernyi*
小乔林阶段 Tree stage	SE, E	15~20	220~280	25~30	4.48b	4.35	檵木 *Loropetalum chinense*、小巴豆 *Croton xiaopadon*、龙须藤 *Bauhinia championii*、狭穗薹草 *Carex ischnostachya*

注：a. 地径，b. 胸径。
Note: a. Ground diameter of shrub at shrub stage, b. Diameter at breast height of tree at shrub - tree stage or tree stage.

2 结果与分析

2.1 凋落物分解动态

如图 1 所示，檵木群落不同恢复阶段凋落物经过 1 年分解后，3 个阶段凋落物剩余率分别为灌木阶段（59.58%）、乔灌阶段（61.79%）和小乔林阶段（62.02%）。檵木群落不同恢复阶段凋落物分解速率随演替的进行而减小。灌木和乔灌阶段凋落物分解速率均在 3—6 月份达到最大，小乔林阶段在 6—9 月份最大。檵木群落 3 个不同恢复阶段凋落物分解速率均在 12—3 月份相对较慢。



注：凋落物分解时间 90 d, 180 d, …15 年 6 月、2015 年 9 月。
Note: Litter decomposition time 9… March 2015, June 2015, September 2015 respectively.

图 1 檵木群落凋落物分解动态
Fig. 1 Litter decomposition dynamic of *L. chinense* community

2.2 凋落物层酶活性动态变化

灌木阶段 Shrub stage
乔灌阶段 Shrub to tree stage
小乔林阶段 Tree stage

注：时间 90 [illegible] 180 d, 270 d, 360 d 分别对应 2014 年 12 月 [illegible] 2015 年 9 月。

Note: 90d, 180d, [illegible] 360d corresponding to December 2014, M[illegible]mber 2015 respectively.

图 2 檵木群落凋落物层酶[illegible]

Fig. 2 Season[illegible] of litter layer enzymes activit[illegible]nity

檵木群落 3 [illegible] 凋落物层酶活性均具有明[illegible] 2）。3 个不同恢复阶段的多酚氧化酶[illegible]物分解的 12 月最低，[illegible] 个不同恢复阶段脲酶、蔗糖酶活性 [illegible] 2 月份最低，在 6 [illegible] 不同恢复阶段纤维素酶活性变化 [illegible] 在 6 月份最高，[illegible] 月份最低，乔灌阶段和小乔林阶 [illegible] 月份最低（[illegible]

3 个不同恢复阶段凋落物层酶活性动态明显不同（图 2）。3 个不同恢复阶段凋落物层年平均多酚氧化酶活 [illegible] 差异显著（$P < 0.05$），3 个不同恢复阶 [illegible] 多酚氧化酶活性均是 3 月份最大，且显著大于其他月份 [illegible] 0.05）。多酚氧化酶活性在 3 月份 [illegible] 阶段显著大于乔灌和小乔林阶段（$P <$ 0.05），且乔灌 [illegible] 林阶段差异不显著，多酚氧化酶 [illegible] 月份为小乔林阶段显著大于灌木阶段且显著大于 [illegible] $P < 0.05$）。3 个不同恢复阶段 [illegible] 平均脲酶活性在乔灌与小乔林阶段之间差异显 [illegible] 均与灌木阶段差异不显著 [illegible] 脲酶活性在各个季节差异不显著，乔灌、小 [illegible] 性均为 6 月份显著大于 [illegible] 且显著大于 12 月份（$P <$ 0.05），3 [illegible] 月份 [illegible]。12 月份和 3 月份 [illegible] 阶段显著大于乔灌和小乔林阶段（$P <$ [illegible] 阶段脲酶活性在 6 [illegible] 著。3 个不同恢复阶段的年平均蔗 [illegible] 05），灌木和 [illegible] 均为 6 月份显著大于 3 月份和 9 月份且显著大于 12 月份，乔灌阶段蔗糖酶活性在不同季节差异显著（$P < 0.05$）；3 个不同恢复阶段蔗糖酶活性在 12 月份和 3 月份差异均显著（$P < 0.05$），在 6 月份和 9 月份差异不显著。3 个不同恢复阶段的年平均纤维素酶活性差异显著（$P < 0.05$），灌木、乔灌阶段的纤维素酶活均为 6 月份显著大于 12 月份和 9 月份且显著大于 3 月份（$P < 0.05$），小乔林阶段的纤维素酶活性在不同季节差异显著（$P < 0.05$）；3 个不同恢复阶段纤维素酶活性在 12 月份差异显著（$P <$ 0.05）。

2.3 凋落物层酶对凋落物分解速率的影响

2.3.1 相关分析

对檵木群落凋落物层酶与分解速率进行简单相关分析。灌木阶段凋落物层蔗糖酶与分解速率呈显著正相关，乔灌阶段脲酶与分解速率呈显著正相关，小乔林阶段各酶活性与分解速率相关不显著（表 2）。

表 2 檵木群落凋落物层酶活性与分解速率相关性分析

Table 2 Relationships between litter enzymes activities and decomposition rate in *L. chinense* community

	A1	A2	A3	A4
灌木阶段 Shrub stage				
A2	0.609*			
A3	0.141	-0.285		
A4	0.313	0.420	-0.773**	
Y	0.042	0.666*	-0.078	-0.158
乔灌阶段 Shrub to tree stage				
A2	0.804**			
A3	0.221	0.338		
A4	-0.054	0.289	-0.564	
Y	0.702*	0.323	-0.261	-0.144
小乔林阶段 Tree stage				
A2	0.918**			
A3	0.488	0.661*		
A4	-0.027	-0.103	-0.658*	
Y	0.488	0.302	-0.234	0.100

注：**$P < 0.01$, *$P < 0.05$。A1, A2, A3, A4, Y 分别表示脲酶，蔗糖酶，纤维素酶，多酚氧化酶，各阶段分解速率。
Note: **$P < 0.01$, *$P < 0.05$. A1, A2, A3, A4, Y Respectively: urease, sucrase, cellulase, polyphenol oxidase and the rate of decomposition at each stage.

2.3.2 通径分析

对 3 个恢复阶段和檵木群落凋落物层酶与分解速率进一步通径分析表明（表 3）：灌木阶段蔗糖酶对分解速率产生极显著的直接正效应，蔗糖酶通过脲酶、多酚氧化酶对分解速率产生较大的间接负效应，脲酶、多酚氧化酶对分解速率产生显著的直接负效应，脲酶通过多酚氧化酶对分解速率产生较小的间接负效应，多酚氧化酶通过脲酶对分解速率产生较小的间接负效应，脲酶、多酚氧化酶主要通过蔗糖酶对分解速率产生较大的间接正效应。乔灌阶段脲酶对分解速率产生极显著的直接正效应，脲酶通过纤维素酶对分解速率产生较小的间接负效应，脲酶通过多酚氧化酶对分解速率产生较小的间接正效应，纤维素酶、多酚氧化酶对分解速率产生显著的直接负效应。小乔林阶段脲酶对分解速率产生显著的直接正效应，纤维素酶对分解速率产生显著的直接负效应，多酚氧化酶对分解速率产生的效应不显著。

表 3 檵木群落凋落物层酶与分解速率的通径分析

Table 3 Path analysis between litter layer enzymes and decomposition rate in *L. chinense* community

影响因子 Influence factor	相关系数 Correlation coefficient	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect			合计 Total
灌木阶段 Shrub stage			A1→Y	A2→Y	A4→Y	
A1	0.042	-0.532*		0.729	-0.155	0.574
A2	0.666*	1.198**	-0.324		-0.208	-0.532
A4	-0.158	-0.495*	-0.166	0.503		0.337
乔灌阶段 Shrub to tree stage			A1→Y	A3→Y	A4→Y	
A1	0.702*	0.837**	0.185	-0.163	0.028	-0.135
A3	-0.261	-0.735*	-0.045		0.289	0.474
A4	-0.144	-0.513*		0.414		0.369
小乔林阶段 Tree stage			A1→Y	A3→Y	A4→Y	
A1	0.488	1.034*		-0.563	0.017	-0.546
A3	-0.234	-1.153*	0.505		0.414	0.919
A4	0.100	-0.630	-0.028	0.758		0.730

注：**$P < 0.01$, *$P < 0.05$。A1, A2, A3, A4, Y 分别表示:脲酶，蔗糖酶，纤维素酶，多酚氧化酶，各阶段分解速率。
Note: **$P < 0.01$, *$P < 0.05$. A1, A2, A3, A4, Y Respectively: urease, sucrase, cellulase, polyphenol oxidase and the rate of decomposition at each stage.

3 讨论

凋落物分解速率与当地气候条件的变化密切相关，其中温度和降雨对凋落物的分解快慢起着主导作用（Aerts, 1997）。本研究表明，灌木和乔灌阶段凋落物分解速率均在 6 月份达到最大，小乔林阶段在 9 月份最大，这可能是由于 6—9 月为夏秋季，此时研究区内高温多雨，微生物活动及淋溶作用增强（金龙等，2015），从而导致凋落物分解速率相对较快。檵木群落 3 个不同恢复阶段凋落物分解速率均在 12—3 月份相对较慢，此时桂林为冬春季，雨水较少，气温较低，微生物活动及淋溶作用减弱（金龙等，2015），使得凋落物分解速率较慢。本研究中，檵木群落不同恢复阶段凋落物分解速率随演替的进行呈降低趋势，一方面，随着植被的恢复，小乔林阶段有相对较多种革质叶片的树种（马姜明等，2012），革质叶片树种具有十分发达的角质层，含有较多难降解的木质素、纤维素和单宁等物质，不利于凋落物分解（覃扬浍等，2017），另一方面，也可能与岩溶区植被对养分利用效率有关（曾昭霞等，2016），因而导致小乔林阶段凋落物分解速相对较慢。

凋落物分解除了与环境、气候等因素有关，还与酶活性密切相关。微生物活动对凋落物分解具有重要的降解作用，其实质是凋落物与酶之间复杂的化学反应。凋落物分解是在各种酶的作用下共同完成彻底分解的，（严海元等，2010），季晓燕等（2013）对 3 种亚热带植物凋落叶分解的研究表明酶活性具有明显的季节动态变化，酶活性在夏季相对较高，冬季相对较低，纤维素酶、蔗糖酶脲酶活性均在分解前期较高，随着分解进行，3 种凋落物酶活性均有下降趋势。本研究中，凋落物层多酚氧化酶活性为 3 月份最高，这与葛晓改等（2014）研究结果一致，这可能是因为植物在生长季节，根系生长促进酶的生物合成（邓仁菊等，2009），微生物迅速繁殖，与其相关的酶活性也随之增加。3 个不同恢复阶段的脲酶、蔗糖酶和纤维素酶活性均为 6 月份最高，这可能是由于 6 月份的气温有利于凋落物中微生物的生长（邓仁菊等，2009）。本研究中檵木群落各阶段酶活性均是水解酶（蔗糖酶、脲酶）较高，说明檵木群落中某一特定微生物类群对分解过程中凋落物 C、N、有机质等利用性较高（严海元等，2010；葛晓改等，2014；王晖等，2006）。

不同的凋落物层酶对凋落物分解速率的影响不同。岩溶石山具有十分特殊的生境条件，对区内同于一种植物，生活在岩溶区的植物凋落叶分解速率可能普遍大于在非岩溶区内，岩溶环境更有利于凋落物分解和养分的周转（王静等，2013）。张鹏等（2007）研究表明，亚热带阔叶树种凋落物第一层酶活性较高，而针叶树种则是第二层酶活性较高。季晓燕等研究表明，3 种亚热带树种凋落叶分解受脲酶和纤维素酶的影响较大，多酚氧化酶和过氧化物酶在凋落物分解过程中具有十分明显的降解作用 (Rietl & Jackson, 2012)。本研究中，通径分析表明，凋落物层蔗糖酶是灌木阶段凋落物分解的重要影响因素。脲酶、纤维素酶均是乔灌、小乔林阶段凋落物分解的重要影响因素。相关研究表明，水解酶有利于凋落物分解过程中可溶性物质的分解，随着凋落物的分解，多酚氧化酶参与众多复杂有机化合物的分解过程（葛晓改等，2014）。在凋落物的分解过程中随着凋落物组成和数量的变化，凋落物层酶的活性和种类也会随之发生一定的变化。纤维素水解酶和 β-葡萄糖苷酶集中出现在分解初期，随着分解的不断进行，多氧化酶和过氧化酶不断增多（葛晓敏等，2013）。因此，不同恢复阶段凋落物分解起关键作用的酶不同可能与不同恢复阶段凋落物组成有关。而 Suseela et al (2014) 研究表明，凋落物质量损失和酶活性可能不能准确地表明分解过程中某些特定化合物降解的复杂性。因此，凋落物分解速率与凋落物层酶活性关系可能是由其自身结构特性决定的 (Dilly & Munch, 1996)。影响凋落物层酶的因素多样，岩溶石山环境的典型性，使得凋落物层酶活性与凋落物养分及土壤养分也具有一定的独特性，要深入了解岩溶石山檵木群落凋落物分解速率与酶活性的关系，还需要进一步研究。

参考文献:

AERTS R, 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship [J]. Oikos, 79(3): 439-449.

ADAMCZYK B, KITUNEN V, SMOLANDER A, 2009. Polyphenol oxidase, tannase, and proteolytic activity in relation to tannin concentration in the soil organic horizon under silver birch and Norway spruce [J]. Soil Biol Biochem, 41(10): 2085-2093.

ALLISON SD, VITTOUSEK PM, 2004. Extracellular enzyme activities and carbon chemistry as drivers of tropical plant litter decomposition [J]. Biotropica, 36(3): 285-296.

BAERLOCHER F, 2010. Molecular approaches promise a deeper and broader understanding of the evolutionary ecology of aquatic hyphomycetes [J]. J N Amer Benthol Soc, 9 (3): 1027-1041.

CAO JH, YUAN DX, ZHANG C, et al, 2004. Karst ecosystem constrained by geological conditions in southwest China [J]. Earth Environ, 32(1): 1-8. [曹建华, 袁道先, 章程, 等, 2004. 受地质条件制约的中国西南岩溶生态系统 [J]. 地球与环境, 32(1): 1-8.]

DENG CC, JIANG XM, LIU Y, et al, 2015. Litter decomposition of *Rhododendron lapponicum* in alpine timberline ecotone [J]. Acta Ecol Sin, 35(6): 1769-1778. [邓长春, 蒋先敏, 刘洋, 等, 2015. 高山林线交错带高山杜鹃的凋落物分解 [J]. 生态学报, 35(6): 1769-1778.]

DENG RJ, YANG WQ, WU FZ, et al, 2009. Effects of seasonal freeze-thaw on the enzyme activities in *Abies faxoniana* and *Betula Platyphylla* litter [J]. Chin J Appl Ecol, 20(5): 1026-1031. [邓仁菊, 杨万勤, 吴福忠等, 2009. 季节性冻融对岷江冷杉和白桦凋落物酶活性的影响 [J]. 应用生态学报, 20(5): 1026-1031.]

DILLY O, MUNCH JC, 1996. Microbial biomass content, basal respiration and enzyme activities during the course of decomposition of leaf litter in a black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) forest [J]. Soil Biol Biochem, 28(8): 1073-1081.

GE XG, WU L, TANG LZ, 2013. Review on research progress of relationships between Enzyme and litter decomposition [J]. World For Res, 26(01): 43-47. [葛晓敏, 吴麟, 唐罗忠, 2013. 森林凋落物分解与酶的相互关系研究进展 [J]. 世界林业研究, 26(01) :43-47.]

GE XG, XIAO XF, ZENG LX, et al, 2014. Effect of soil-litter layer enzyme activities on litter decomposition in *Pinus massoniana* plantation in Three Gorges Reservoir Area [J]. Acta Ecol Sin, 34(9): 2228-2237. [葛晓改, 肖文发, 曾立雄, 等, 2014. 三峡库区马尾松林土壤-凋落物层酶活性对凋落物分解的影响 [J]. 生态学报, 34(9): 2228-2237.]

GUO YL, LI DX, WANG B, et al, 2017. Composition and spatio-temporal dynamics of litter fall in a northern tropical karst seasonal rainforest in Nonggang, Guangxi, southern China [J]. Biodivers Sci, 25(03): 265-274. [郭屹立, 李冬兴, 王斌, 等, 2017. 北热带喀斯特季节性雨林凋落物组分构成及时空动态 [J]. 生物多样性, 25(03): 265-274.]

JI XY, JIANG H, HONG JH, et al, 2013. Effects of litter thickness on leaf litter decomposition and enzyme activity of three trees in the subtropical forests [J]. Acta Ecol Sin, 2013, 33(6) : 1731-1739. [季晓燕, 江洪, 洪江华, 等, 2013. 亚热带 3 种树种凋落叶厚度对其分解速率及酶活性的影响 [J].生态学报, 33(06) ; 1731-1739.]

JIN L, WU ZX, YANG C,et al, 2015. Leaf-litter decomposition characteristics and carbon dynamics affected by forest ages in*Rubber* plantations [J]. Chin J Trop Crops, 36(4): 698-705. [金龙, 吴志祥, 杨川, 等, 2015. 不同林龄橡胶凋落物叶分解特性与有机碳动态研究 [J]. 热带作物学报, 36(4): 698-705.]

KANG H, FREEMAN C, 2009. Soil enzyme analysis for leaf decomposition in global wetlands [J]. Commun Soil Sci Plant Anal, 40(21/22): 3323-3334.

MA JM, WU MM, ZHAN TT, et al, 2013. Changes of species composition and diversity among restoration stages of *Loropetalum chinense* communities in karst area of Lijiang River valley [J]. Ecol Environ Sci, 22(1): 66-71. [马姜明, 吴

蒙, 占婷婷, 等, 2013. 漓江流域岩溶区檵木群落不同恢复阶段物种组成及多样性变化 [J]. 生态环境学报, 22(1): 66-71.]
MA JM, ZHAN TT, MO ZY, 2012. Changes of niche among restoration stages of *Loropetalum chinense* communities in karst area of Lijiang River valley [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 32(12): 2530-2536. [马姜明, 占婷婷, 莫祖英, 等, 2012. 漓江流域岩溶区檵木群落不同恢复阶段主要共有种生态位变化 [J]. 西北植物学报, 32(12): 2530-2536.]
QIN YH, MA JM, MEI JL, et al, 2017. The initial dynamic of litter decomposition of *Loropetalum chinense* communities amomg different recovery stages in karst area of Lijiang river watershed [J]. Acta Ecol Sin, 37(20): 6792-6799. [覃扬浍, 马姜明, 梅军林, 等, 2017 漓江流域岩溶区檵木群落不同恢复阶段凋落物分解初期动态 [J]. 生态学报, 37(20): 6792-6799.]
RIETL AJ, JACKSON CR, 2012. Effects of the ecological restoration practices of prescribed burning and mechanical thinning on soil microbial enzyme activities and leaf litter decomposition [J]. Soil Biol Biochem, 50(5): 47-57.
SINSABAUGH RL, FINDLAY S, 1995. Microbial production, enzyme activity, and carbon turnover in surface sediments of the Hudson River estuary [J]. Microbial Ecol, 30: 127-141.
SUSEELA V, THARAVIL N, XING B, et al, 2014. Warming alters potential enzyme activity but precipitation regulates chemical transformations in grass litter exposed to simulated climatic changes [J]. Soil Biol Biochem, 75(6): 102-112.
WANG H, MO JM, XUE JH, et al, 2006. Effects of elevated nitrogen deposition on the activities of enzymes in for est litter decomposition: a review [J]. J Trop Subtrop Bot, 14(6): 539-546. [王晖, 莫江明, 薛璟花, 等, 2006. 氮沉降增加对森林凋落物分解酶活性的影响 [J]. 热带亚热带植物学报, 14(6): 539-546.]
XIAO Y, CHEN LH, YU XX, 2010. Characteristics of nutrient return of litter fall in *Quercus acutissima* mixed forest in Miyun of Beijing [J]. J Northeast Agric Univ, 2010, 38(7): 13-15. [肖洋, 陈丽华, 余新晓, 2010. 北京密云麻栎人工混交林凋落物养分归还特征 [J]. 东北林业大学学报, 38(7): 13-15.]
XIONG KN, CHEN X, WANG XY, et al, 2012. Soil fanua's distribution and ecological functions of rocky desertification management areas [J]. Chin Agric Sci Bull, 28(23): 259-265. [熊康宁, 陈浒, 王仙攀, 等, 2012. 喀斯特石漠化治理区土壤动物的时空格局与生态功能研究 [J]. 中国农学通报, 28(23): 259-265.]
WANG J, XU GP, ZENG YJ, et al, 2013. Comparative study on decomposition of leaf litters from two dominant species under karst and non-karst terrains [J]. Guihaia, 33(3): 338-345. [王静, 徐广平, 曾丹娟, 等. 2013 岩溶区和非岩溶区两种优势植物凋落叶分解的比较研究 [J]. 广西植物, 33(3): 338-345.]
YAN HY, GU XR, SHEN H, et al, 2010. Microbial decomposition of forest litter: A review [J]. Chin J Ecol, 29 (9): 1827-1835. [严海元, 辜夕容, 申鸿, 2010. 森林凋落物的微生物分解 [J]. 生态学杂志, 29 (9): 1827-1835.]
YANG LP, SU HP, 2011. Researches of litter of rubber tree [J]. Trop Agric Eng, 35(4): 40-43. [杨丽萍, 苏海鹏, 2011. 橡胶林凋落物研究进展 [J]. 热带农业工程, 35(4): 40-43.]
YANG WQ, WANG SY, 2004. Advances in forest soil enzymology [J]. Sci Silv Sin, 40(2): 152-159. [杨万勤, 王开运. 2004. 森林土壤酶的研究进展 [J]. 林业科学, 40(2): 152-159.]
YU EN, WANG JG, CHU BS, 2009. Litter' roles in forest ecology [J]. Mod Agric Sci & Tech, 23(2): 286-288. [于恩娜, 王金贵, 初宝顺, 2009. 凋落物及其在森林生态中的作用 [J]. 现代农业科技, 23(2): 286-288.]
YU Q, WU J, LIANG DF, et al, 2015. Effects of flooding condition and mesh size on leaf litter decomposition of the dominant species, *Carex atrofusca* ,in an alpine swamp meadow in Tibetan Plateau [J]. Chin J Ecol, 34(10): 2785-2791. [余琴, 毋洁, 梁德飞, 等, 2015. 积水和网孔大小对青藏高原高寒沼泽化草甸优势种黑褐苔草叶片凋落物早期分解的影响 [J]. 生态学杂志, 34(10): 2785-2791.]
ZENG Z X, WANG K L, LIU X L, et al, 2016. Stoichiometric characteristics of live fresh leaves and leaf litter from typical plant communities in a karst region of northwestern Guangxi, China [J]. Acta Ecol Sin, 36(7): 1907-1914． [曾昭霞, 王克林, 刘孝利, 等, 2016. 桂西北喀斯特区原生林与次生林鲜叶和凋落叶化学计量特征 [J]. 生态学报, 36(7): 1907-1914.]
ZHANG DL, MAO ZJ, ZHANG L, et al,2006. Advances of enzyme activities in the process of litter decomposition[J]. Sci Silv Sin, 42(1): 105-109. [张东来, 毛子军, 张玲, 等, 2006. 森林凋落物分解过程中酶活性研究进展 [J]. 林业科学, 42(1): 105-109.]
ZHANG P, TIAN XJ, HE XB, et al, 2007. Enzyme activities in litter, fragmentation and humus layers of subtropical forests [J]. Ecol Environ, 16(3): 1024-1029. [张鹏, 田兴军, 何兴兵, 等, 2007. 亚热带森林凋落物层土壤酶活性的季节动态 [J]. 生态环境, 16(3): 1024-1029.]
ZHANG QF, SONG YC, WU HQ, et al, 1999. Dynamics of litter amount and it's decomposition in different successional stages of evergreen broad-leaved forest in Tiantong , Zhejiang province [J] Chin J Plant Ecol, (03): 59-64. [张庆费, 宋永昌, 吴化前, 等, 1999. 浙江天童常绿阔叶林演替过程凋落物数量及分解动态 [J]. 植物生态学报, (03): 59-64.]
ZHANG RQ, SUN ZJ, WANG C, et al, 2008. Ecological process of leaf litter decomposition in tropical rainforest in Xishuangbanna, SW China Ⅲ. enzyme dynamics [J]. Chin J Plant Ecol, 32(3): 622-631. [张瑞清, 孙振钧, 王冲, 等, 2008. 西双版纳热带雨林凋落叶分解的生态过程.Ⅲ.酶活性动态 [J]. 植物生态学报, 32(3): 622-631.]